УДК 599.323.4:591.5

И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич, С. И. Золотухина

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СЕЗОННЫХ РИТМОВ ЖИВОТНЫХ И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ У ГРЫЗУНОВ В УСЛОВИЯХ УКРАИНЫ

Сезонные ритмы животных обусловлены действием целого комплекса регуляторных механизмов. К таким механизмам принято относить эндогенную и экзогенную регуляции. На конференции по сезонным биоритмам (фенологии) млекопитающих и птиц, состоявшейся 24—26 ноября 1976 г. в Ленинграде, В. А. Межжериным было дано определение экзогенной и эндогенной регуляциям. Под экзогенным механизмом регуляции понимаются изменения адекватные (целесообразные) воздействующему фактору, в то время как эндогенная регуляция представляет собой неадекватное изменение в ответ на действие того или иного фактора. Видимо, проявление этих регуляций на индивидуальном и популяционном уровнях не будет тождественным. Поэтому мы предлагаем различать индивидуальную эндогенную (ИНР), популяционную эндогенную (ПНР), индивидуальную экзогенную (ИЗР) и популяционную экзогенную (ПЗР) регуляции.

ИНР представляет собой генетически обусловленные изменения морфологического и физиологического порядка и заключается в неадекватной реакции организма в ответ на действие факторов среды. Примером ИНР может служить явление миграционного беспокойства у перелетных птиц при изменении фотопериодизма, течка у млекопитающих и т. п.

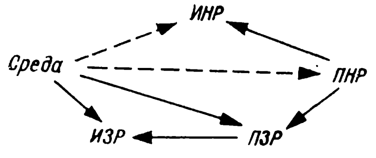
ПНР является неадекватной реакцией популяции на действие того или иного фактора внешней среды и выражается в изменении ряда популяционных характеристик. ПНР проявляется через норму реакции отдельных особей, входящих в состав популяции, т. е. выражает совокупность индивидуальных регуляций. Примером ПНР может служить зимняя спячка многих зимоспящих видов млекопитающих, продолжительность генеративного периода мелких грызунов, изменение характера обмена веществ у грызунов различных генераций и т. п. В качестве примера эндогенной регуляции, проявляющейся только на уровне популяции, можно привести изменения в структуре популяции и, в частности, смещение в соотношении полов.

ИЗР есть адекватная реакция организма в процессе приспособления его к условиям существования, которая находит свое отражение в изменении поведенческих, морфологических и физиологических характеристик. ИЗР осуществляется в форме безусловных и условных рефлексов. Например, при изменении освещенности глаза животные реагируют изменением диаметра зрачков. Прекрасным примером ИЗР может служить поведение сорных кур во время «насиживания» кладки. Еще одним примером ИЗР является накопление токоферола (витамина Е) в организме грызунов при обилии корма.

ПЗР заключается в адекватной реакции популяции на действие факторов внешней среды. Проявляется через индивидуальную экзогенную регуляцию и заключается в популяционных приспособлениях к конкретным условиям существования. Например, неурожай кедровых оре-

хов приводит к миграциям белок и кедровок в богатые кормом районы. Другим примером популяционной экзогенной регуляции может служить скоррелированность сроков размножения клестов со временем созревания шишек хвойных деревьев.

Интересно рассмотреть взаимодействие перечисленных механизмов регуляции. Прежде всего необходимо отметить, что индивидуальная и популяционная эндогенные регуляции не испытывают прямого влияния внешних факторов, как следует из определения. Индивидуальная и популяционная экзогенные регуляции прямо зависят от внешних условий. Кроме того, как эндогенная, так и экзогенная популяционные регуляции оказывают влияние на соответствующие индивидуальные регуляции, т. е. последние оказываются зависимыми от популяционных регуляций (рисунок). Это вполне объяснимо, так как популяция представляет собой более высокий уровень интеграции по сравнению с отдельным организмом. В таком случае взаимодействие между эндогенной и экзогенной регуляциями сводится к взаимодействию популяционных регуляций.



При рассмотрении эндогенной и экзогенной регуляций необходимо отметить, что формирование сезонных ритмов, на наш взгляд, обусловлено ведущей ролью эндогенной регуляции как более независимой от влияния абиотических факторов. Поэтому основное внимание при объяснении формирования сезонных ритмов животных следует уделить эндогенной регуляции. Тем не менее следует заметить, что в ходе становления отдельных видов доминирует популяционная экзогенная регуляция, т. е. любая реакция, отвечающая требованиям среды, подхватывается отбором, в результате чего особи с соответствующим генотипом получают преимущество в борьбе за существование.

Сезонные ритмы возникают у тех видов животных, продолжительность жизни отдельных особей которых превышает периодичность сезонных изменений биогеоценоза. В результате этого у них посредством естественного отбора формируется соответствующая популяционная эндогенная и только затем индивидуальная эндогенная регуляции.

В стабильном климате (сезонные изменения внешней среды характеризуются строгой периодичностью) ИНР закрепляется в геноме под действием стабилизирующего отбора. В простейшем случае по одному из диаллельных генов (**А** и **а**) формируются популяции мономорфные по генотипу или, по крайней мере, диморфные по генотипу и мономорфные по фенотипу, т. е. вырабатывается единая ПНР. Возникают ритмы эндогенного характера. При этом стабилизация направления действия естественного отбора приводит к избирательной элиминации и неприменимости формулы Харди — Вайнберга для расчета относительной частоты генотипов и фенотипов в популяции.

В условиях нестабильного климата формируется ПНР полиморфная по генотипу и не менее чем диморфная по фенотипу. Так как направление действия естественного отбора постоянно меняется, это приводит, в конечном счете, к неизбирательной элиминации и к возможности выполнения равновесия Харди — Вайнберга (Межжерин, 1975; Ушаков и др., 1977). В конкретных условиях одна из морф получает преимущество, остальные подвергаются повышенной элиминации. В этом случае имеет место избирательная элиминация и формирование ПНР мономорфной по фенотипу, которая находит свое проявление в ПЗР, однако популяции могут сохранять генетическую гетерогенность в скрытом виде (Четвериков, 1926). При относительной ритмичности сезонных из-

менений внешней среды на протяжении нескольких лет и, вследствие этого, относительном постоянстве направления действия отбора создается видимость сезонных ритмов у животных в условиях нестабильного климата. Однако подобные квазиритмы могут быть легко нарушены любым фактором, прерывающим эту временную ритмичность сезонной смены условий существования.

У полициклических видов животных, характеризующихся короткой продолжительностью жизни и частой сменой поколений, ИНР не может сложиться в ходе эволюции. Поэтому эндогенная регуляция у них может существовать только в популяционной форме, которая, благодаря высокой степени панмиксии, сохраняет возможность множественного проявления.

В стабильном климате, как уже отмечалось, действует стабилизирующая форма естественного отбора, т. е. имеет место четко выраженная избирательная элиминация. Возникают ритмы экзогенного характера, когда ПНР проявляет себя через ПЗР ритмично, вследствие цикличности сезонных изменений внешней среды. В этом случае формируются мономорфные по фенотипу популяции. В условиях нестабильного климата при постоянной смене направлений отбора, приводящей к неизбирательной элиминации, формируются популяции полиморфные по фенотипу. И это препятствует появлению сезонных ритмов, так как в популяции всегда имеется возможность множественного проявления ПНР.

Следовательно, сезонные ритмы у живых организмов могут сформироваться только в условиях стабильного климата. У животных, продолжительность жизни которых превышает периодичность сезонных изменений биогеоценозов, могут существовать эндогенные ритмы. У животных с малой продолжительностью жизни наблюдаются ритмы экзогенного характера.

Установлено, что позднелетние и осенние генерации мышевидных грызунов характеризуются замедленной скоростью роста и развития, половая зрелость у животных этих генераций наступает лишь весной следующего года, в предзимний период для них характерно уменьшение абсолютных и относительных размеров большинства внутренних органов и веса тела по сравнению с одновозрастными грызунами весенне-летних генераций (Шварц и др., 1964; Kubik, 1965; Покровский, 1966; Rigaudière, Delost, 1966; Sealander, 1967; Martinet, 1968; Покровский, Большаков, 1969; Pjastolova, 1971; Iverson, Turner, 1974 и др.). Подобная закономерность была обнаружена нами при изучении обыкновенной полевки горного Крыма (*Microtus arvalis iphigeniae* Heptn.). Это весьма напоминает аналогичное явление, описанное многими исследователями у землероек-бурозубок (Dehnel, 1949; Pucek, 1965; Межжерин, Мельникова, 1966; Ивантер, 1974 и др.). Однако, если у землероек, имеющих продолжительность жизни больше года, в процессе эволюции могла выработаться индивидуальная эндогенная регуляция, заключающаяся в закономерной физиологической перестройке их организма и направленная на снижение энергетических трат в зимний период, то у полевок, характеризующихся короткой продолжительностью жизни (менее года), подобная регуляция не могла сложиться в ходе эволюции. В таком случае можно предположить существование у них популяционной эндогенной регуляции, проявляющейся через экзогенную. Благодаря ритмичности сезонных изменений внешней среды в стабильном климате у полевок наблюдаются сезонные ритмы экзогенного характера.

Климат горного Крыма характеризуется своей стабильностью. Безморозный период здесь продолжается 147—163 дня. Зимой наблюдается устойчивый снежный покров, который держится 2,5—3,5 месяца. В этих

условиях проявлением экзогенных ритмов у полевок, кроме уже указанного уменьшения общих размеров и размеров внутренних органов, является полное прекращение размножения и накопление буферных резервов в организме грызунов (аксерофтола, гликогена, жира) в предзимний период, весеннее смещение в соотношении полов в сторону значительного преобладания самок (примерно 3 : 1).

Для степной зоны Украины характерен нестабильный климат. Зима мягкая с неустойчивым снежным покровом, частыми оттепелями и гололедицами, нередко устанавливается теплая, солнечная погода. В отдельные годы не бывает настоящей зимы. Летом иногда влажность воздуха понижается до 7%, температура достигает +40° С. В подобных условиях для животных характерна популяционная эндогенная регуляция, имеющая множественное проявление. Так, например, в 1973 г. в начале марта вследствие некоторого похолодания и выпавшего снега проснувшиеся после зимней спячки малые суслики (*Citellus pygmaeus brauneri* Mart.) оказались в экстремальных условиях, что повлекло за собой массовую гибель животных. Если бы популяция малого суслика целинной заповедной степи «Аскания-Нова» была мономорфной по фенотипу, то последовала бы глубокая депрессия численности, продолжавшаяся не один год. Однако в 1974 г. численность популяции этого вида грызунов была довольно высока и в последующие годы нами отмечено ее нарастание. Последнее подтверждает высказанное предположение о формировании в условиях нестабильного климата популяционной эндогенной регуляции полиморфной по генотипу.

Для общественных полевок (*Microtus socialis nikolajevi* Ogn.) также характерна популяционная эндогенная регуляция, имеющая в условиях степной зоны множественное проявление. При благоприятных погодных условиях (мягкая зима) нередко наблюдается зимнее размножение полевок, обитающих в целинной заповедной степи. Причем принимают участие в размножении не все половозрелые полевки, а, по-видимому, лишь определенные фенотипы (генотипы), способные размножаться в этот период. В этом случае в осенне-зимний период уменьшения размеров внутренних органов не установлено, не наблюдается увеличения содержания в организме грызунов аксерофтола, гликогена и жира, отсутствует также весеннее смещение в соотношении полов. В те годы, когда зимой размножение прекращается, соотношение полов весной смещается в сторону преобладания самок (примерно 2 : 1). Нередко летом с ухудшением кормовых условий вследствие выгорания растительности интенсивность размножения в популяции общественной полевки резко снижается (Емельянов, Михалевич, 1975). При этом, учитывая генетическую детерминированность показателей размножения у грызунов (Drickamer, Vestal, 1973), успешно размножаются фенотипы (генотипы), имеющие низкую индивидуальную плодовитость.

В условиях агроценозов степной зоны Украины, где прямое влияние факторов внешней среды в значительной степени ослабляется хозяйственной деятельностью человека, формируется популяционная эндогенная регуляция мономорфная по фенотипу на максимальную плодовитость. Здесь часты случаи резкого увеличения численности полевок при снятии лимитирующего влияния пищи — благоприятные погодные условия наряду с культивированием высокоурожайных сортов сельскохозяйственных растений. При неблагоприятных внешних условиях, когда вегетация культурных растений затормаживается, наблюдается резкое снижение численности полевок, что имело место, например, в зимний период 1975—1976 гг. Расчеты показали, что за этот период численность полевок в целинной заповедной степи уменьшилась примерно в 10 раз, тогда как

в агроценозах более, чем в 100 раз. Последнее подтверждает высказанное предположение о формировании у полевок в условиях агроценозов нестабильного климата популяционной эндогенной регуляции мономорфной по фенотипу. Подобная эндогенная регуляция обуславливает большую амплитуду колебаний численности общественных полевок, обитающих в агроценозах степной зоны Украины, где нарушение даже относительной ритмичности сезонных изменений внешней среды на протяжении нескольких лет и снятие лимитирующего воздействия абиотических факторов (мягкие зимы, отсутствие засух в летний период) может приводить к массовым размножениям.

Таким образом, изучение сезонных ритмов и особенностей их формирования может иметь большое значение для решения вопросов динамики численности и роли популяций животных в биогеоценозах. В заключение хотелось бы отметить, что рассмотренные положения для объяснения сезонных ритмов грызунов носят, по-видимому, универсальный характер и свойственны, возможно, не только млекопитающим.

ЛИТЕРАТУРА

Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Некоторые механизмы регуляции численности в популяции общественной полевки.— В кн.: Некоторые вопросы экологии и морфологии животных. К., «Наук. думка», 1975, с. 16—18.

Ивантер Э. В. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии.— В кн.: Вопросы экологии животных, Петрозаводск, 1974, с. 36—94.

Межжерин В. А. О различиях между естественным и искусственным отбором. Элементарные явления.— Журн. общ. биол., 1975, **36**, № 4, с. 504—512.

Межжерин В. А., Мельникова Г. Л. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфо-физиологических показателей землероек-бурозубок.— Acta theriol., 1966, **11**, № 25, с. 503—521.

Покровский А. В. Сезонные колебания веса тела у полевок.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51, Свердловск, с. 95—106.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальные исследования сезонных изменений веса тела, роста и развития горных полевок (Alticola, Clethrionomys).— Acta theriol., 1969, **14**, № 2, с. 11—19.

Ушаков Б. П., Бугаева Е. А., Виноградова А. Н., Джамусова Т. А. Теплоустойчивость организма и полиморфизм эстераз печени травяных лягушек.— Цитология, 1977, **19**, № 1, с. 76—81.

Четвериков С. С. О некоторых моментах процесса эволюции с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., 1926, **2**, вып. 1—4, с. 3—54.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Журн. общ. биол., 1964, **25**, № 6, с. 417—433.

Dehnel A. Studies on the genus Sorex L.— Ann. Univ. M. Curie-Skladowska, sect. C., 1949, **4**,Lublin, p. 17—102.

Drickamer L. C., Vestal B. M. Patterns of reproduction in a laboratory colony of Peromyscus.— J. Mammal., 1973, **54**, N 2, p. 523—528.

Iverson S. L., Turner B. N. Winter weigth dynamics in Microtus pennsylvanicus.— Ecology, 1974, **55**, N 5, p. 1030—1041.

Kubik J. Biomorphological variability of the population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780).— Acta theriol., 1965, **10**, N 10—17, p. 117—179.

Martinet L. Cycle saisonnier de reproduction du campagnol des champs Microtus arvalis.— Cycles génit. saisonn. mammifèr, sauvages. 1968, N 1, Paris, p. 67—78.

Pjastolova O. A. Age structure of subarctic populations of Microtus middendorffi and Microtus oeconomus.— Ann. zool. fenn., 1971, **8**, N 1, p. 72—74.

Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews.— Acta theriologica, 1965, **10**, N 26, p. 369—438.

Rigaudière N., Delost P. Variations saisonnières du métabolisme de base chez les petits rongeurs sauvages nonhibernants (microtinés).— Compt. rend. Soc. biol., 1966/1967, **160**, N 8—9, p. 1581—1586.

Sealander J. A. Reproductive status and adrenal size in the northern red-backed vole in relation to season.— Internat. J. Biometeorol, 1967, **11**, N 2, p. 213—220.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
21.III 1977 г.

I. G. Emel'janov, O. A. Mikhalevich, S. I. Zolotukhina

THEORETICAL MODEL OF SEASONAL RHYTHMS OF ANIMALS AND POSSIBILITIES FOR THEIR MANIFESTATION IN RODENTS UNDER CONDITIONS OF THE UKRAINE

Summary

The analysis of the authors' own data and those from literature resulted in a conclusion that a stable climate favours the formation of animal populations monomorphic according to the phenotype whereas under conditions of an unstable climate the populations are phenotypically polymorphic. It follows that seasonal rhythms in small mammals may be formed only under conditions of a stable climate. In animals whose lifetime exceeds periodicity of seasonal changes in biogeocenoses there are endogenic rhythms, in animals with a short lifetime rhythms of exogenic character are observed.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR

УДК 595.733

Р. С. Павлюк

О СЛУЧАЯХ ПОЕДАНИЯ СТРЕКОЗАМИ РАСТИТЕЛЬНОЙ ПИЩИ

Стрекозы, как в личиночной, так и в имагиальной стадии, являются прожорливыми хищниками. О случаях поедания стрекозами растительной пищи в литературе не упоминается.

В кишечнике стрекоз *Ischnura elegans* V.d.L. и *Lestes dryas* Kirby среди массы животной пищи в очень редких случаях встречались мелкие кусочки растительных тканей. Дважды приходилось непосредственно наблюдать, как стрекоза *Erythromma naias* Hans поедала растительную пищу: у берега оз. Люцимир Волынской обл. и у рыбоводных прудов г. Виноградово Закарпатской обл. Стрекоза не объедает непосредственно целое растение, как например гусеницы бабочек или жуки. Она сначала выгрызает из листовой пластинки порцию овальной формы с зубчато-выемчатыми краями, величиной с 3/4 поверхности собственной головы, затем, держа его как пойманное насекомое, откусывает по кусочку, «пережевывает» и глотает. В первом случае — это был кусочек листа аира (*Acorus calamus* L.), во втором — определить видовую принадлежность поедаемого растения не удалось.

Известно, что некоторые хищные насекомые недостаток влаги пополняют за счет поедания сочных частей растений. Рассматриваемые виды стрекоз обитают в среде с повышенной влажностью воздуха (*E. naias* за пределы водоема почти не улетают). В летнюю жару интенсивность испарения воды из водоемов усиливается пропорционально повышению температуры воздуха, поэтому стрекозам здесь сухость воздуха не угрожает. Кроме того, в период наблюдений проходили частые дожди и влаги в воздухе было много. Описанные факты также нельзя объяснить нехваткой животной пищи, так как в то время мелких насекомых для питания стрекоз было вполне достаточно. Поедание растений, по-видимому, не имеет характера питания, а вызвано какими-то особыми физиологическими потребностями организма. Ведь лишенные животной пищи стрекозы даже не пытаются спастись от голодной смерти за счет растений. Интересно отметить что аир является лекарственным растением и в то же время — инсектицидом против некоторых насекомых.

Львовский университет

Поступила в редакцию
18.VI 1976 г.